Revue suisse de Zoologie 107 (2): 335-349; juin 2000

Zur Biologie des "Eingeweidefisches" *Carapus acus* (Brünnich, 1768) (Carapidae, Teleostei), mit Hinweisen auf eine nicht-parasitische Ernährung[1]

Kerstin KLOSS und Wolfgang PFEIFFER
Zoologisches Institut der Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen,
und
Laboratoire Arago, Université Paris VI
F - 66650 Banyuls-sur-mer.

On the biology of the pearlfish *Carapus acus* (Brünnich, 1768) (Carapidae, Teleostei), with indications of a non-parasitic nutrition. - 450 *Stichopus regalis* (Cuvier), caught with a trawl-net at a depth of 70-110 m off Banyuls-sur-mer (France) contained 38 *Carapus acus*. We found only two pearlfish in 85 *Holothuria tubulosa* Gmelin caught in less than 10 m of seawater. We kept pearlfish in aquaria and analysed their behaviour by means of computer analysis of video records. The manner by which the fish enter their hosts was studied (see summary). In the wild most specimens of *C. acus* are found in *S. regalis*, yet in our aquaria *C. acus* only entered *H. tubulosa* if they could choose between both species. We studied the stomach contents of *C. acus* and found crustaceans. The stomachs examined did not contain any holothurian tissue. Our results give reason to agree with Emery (1880), who stated that *C. acus* is an inquiline, to whom the host holothurian serves as a shelter only.

Key-words: pearlfish - *Carapus acus* - Carapidae - Teleostei - host holothurian - *Stichopus regalis* - *Holothuria tubulosa* - stomach contents - behaviour - parasitism - inquilinism.

EINLEITUNG

Der "Eingeweidefisch" *Carapus acus* (Brünnich, 1768) (gängiges Synonym *Fierasfer acus*) ist in jeder Beziehung außergewöhnlich und erregte aufgrund seiner besonderen epidermalen Kolbenzellen bereits 1957 die Aufmerksamkeit des Zweit-Autors (W. P.). Diese Zellen ähneln weitgehend den Schreckstoffzellen der Ostariophysi (Pfeiffer, 1960). Karl von Frisch, Doktorvater des Zweit-Autors, forderte diesen bei seiner Abreise an die Zoologische Station in Neapel Anfang 1957 auf, den Mageninhalt von *C. acus* zu untersuchen. Dies geschah an 2 von Pierre Tardent zur

[1] In memoriam Prof. Dr. Pierre Tardent.

Manuskript angenommen 09.11.1999

Verfügung gestellten Exemplaren; beide enthielten Reste von Kleinkrebsen, wie an den schwarzen Komplexaugen deutlich zu erkennen war. Dieser Befund wurde Alfred Kaestner mitgeteilt und ist in dessen Lehrbuch nachzulesen (Kaestner, 1963, S. 1235). Zwanzig Exkursionen an das Laboratoire Arago in Banyuls-sur-mer (1963 und 1980 - 1999) ermöglichten *C. acus* zu beobachten, zu sammeln und mit ihm zu experimentieren. Im Mittelpunkt des Interesses standen dabei die Fragen nach seiner Häufigkeit und Verbreitung, seinem Habitat und der Bevorzugung verschiedener Seewalzen-Species, der Art und Weise seines Eindringens, der Verbleibdauer im Wirt und nicht zuletzt seiner Ernährung. Handelt es sich bei *C. acus* tatsächlich um einen Nahrungsparasiten, der Teile der Seewalze frißt, wie von Arnold (1953) behauptet aber nicht bewiesen und von der Sekundärliteratur kritiklos übernommen worden ist? Oder ist *C. acus* ein Inquilinist, dem die Seewalze lediglich als Wohnhöhle dient, wie von Emery (1880) beschrieben? Diesen Fragen sind wir im folgenden nachgegangen.

MATERIAL UND METHODEN

Alle Exemplare von *C. acus* wurden an der Küste vor Banyuls-sur-mer (Frankreich) gesammelt: 38 *C. acus* stammten aus 450 *Stichopus regalis* (Cuvier) (70 - 110 m Meerestiefe), nur 2 aus 85 *Holothuria tubulosa* Gmelin (weniger als 10 m Meerestiefe). Demgegenüber enthielten 142 *Holothuria polii* Delle Chiaje und 63 *H. tubulosa* aus der Bucht von Port de la Selva (weniger als 10 m Wassertiefe) keinen einzigen *C. acus*. Weil die Fische bisher fast ausschließlich in ihren Wirten und nahezu nie freischwimmend gefunden worden waren, konzentrierten wir uns beim Fang auf die als Wirte bekannten Aspidochirota *S. regalis*, *H. tubulosa* und *H. polii*. Die Seewalzen wurden mittels eines Schleppnetzes gesammelt, das in 70 - 110 m Tiefe 60 - 90 min lang parallel zur Tiefenlinie über den Grund gezogen wurde. Die dabei gefangenen *S. regalis* - die beiden anderen Species kommen in dieser Tiefe vor Banyuls-sur-mer nur äußerst selten vor - wurden an Bord in einem Behälter mit Meerwasserdurchlauf aufbewahrt und an Land aufgeschnitten, um zu prüfen ob sie *C. acus* enthielten. Beim Eröffnen ihrer physiologischen Unterseite mit einer kräftigen Präparierschere war es unerheblich, ob der Schnittansatz im Maul oder im After erfolgte. Die Fische können sich aufgrund ihrer flexiblen Wirbelsäule an dem der Einschnittstelle gegenüberliegenden Ende zu einem kleinen Knäuel zusammenrollen, so daß sie leicht zu übersehen sind (Abb. 2e). Wegen des grobmaschigen Schleppnetzes war nicht gewährleistet, daß freischwimmende *C. acus* oder solche, die von ihrer Seewalze mitsamt den Eingeweiden ausgestoßen worden waren, mitgefangen wurden. Um das Entkommen der Fische zu vermeiden, wurden *H. tubulosa* und *H. polii* von Hand gesammelt und unter Wasser in Plastiksäcken aufbewahrt. Beim Aufschneiden war erhöhte Vorsicht geboten, da die Arten von *Holothuria* eine wesentlich stärkere Hautmuskulatur besitzen als *S. regalis* und sich damit zu einer extrem harten Kugel zusammenziehen können. Alle *C. acus* wurden zusammen mit Seewalzen in Meerwasseraquarien gehalten. Die Versuche wurden in einem Glasaquarium (40 x 20 x 25 cm) und in einem Plastikaquarium (50 x 30 x 30 cm) durchgeführt. Um es den wegen der Fangbedingungen durch Dekompressionsschäden geschwächten Fischen zu ermöglichen in die Seewalze

zu gelangen, wurde der Wasserspiegel während der ersten Tage nach dem Fang bis auf Höhe des Afters der Seewalze gesenkt. Für die Beobachtung des Eindringens wurde jeweils ein *C. acus* zusammen mit einer *H. tubulosa* oder einem *S. regalis* in ein Aquarium gesetzt. Bei den Wahlversuchen bekam der Fisch immer eine *H. tubulosa* und einen *S. regalis*, die wahllos aus der Menge der vorhandenen Seewalzen herausgegriffen worden waren. Wenn *C. acus* in einer Seewalze verschwunden war, wurde das Verhalten des Wirtes mindestens 5 min weiter beobachtet, um zu prüfen ob der Fisch ihn wieder verläßt. Nach Versuchsende wurde *C. acus* mit der Seewalze wieder in das Hälterungsbecken zurückgesetzt. Die Dokumentation der Versuche erfolgte exemplarisch mittels Videokamera (Typ: Sony Video 8) und Photoapparat (Typ: Canon EOS 100). Ansonsten wurden schriftliche Protokolle erstellt. Um zu klären welche Faktoren für die Art des Einstiegs in die Seewalze verantwortlich sind, wurde das vor- und rückwärtige Eindringen der Fische in Einzelbildsequenzen aufgelöst. Zur Auswertung dieser Sequenzen dienten ein Videorecorder (Typ: Panasonic) und ein Computer (Programm: Scancam).

Auch alle für die anatomischen und histologischen Untersuchungen verwendeten *C. acus* Exemplare entstammten *S. regalis* aus 70 - 110 m Meerestiefe. Die Fische wurden in 10% Formalin oder nach Bouin fixiert und später in 70% Ethylalkohol überführt. Sie wurden anschließend vermessen, der Länge nach sortiert, numeriert und ihr Geschlecht anhand der Gonaden bestimmt. Im Labor wurden die Mägen von in Formalin fixierten *C. acus* unter dem Binokular geöffnet und auf ihren Inhalt untersucht. Die dabei gefundenen Kleinkrebse wurden mit Boraxkarmin gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Bei nach Bouin fixierten Fischen wurden die Mägen ganz herauspräpariert und in Paraffin eingebettet. Von den Paraffinblöcken wurden 7μm dicke Schnitte angefertigt, mit Hämalaun-Eosin oder Azan gefärbt und unter einem Zeiss-Mikroskop ausgewertet und photographiert.

ERGEBNISSE

Die Häufigkeit von *C. acus* in *S. regalis* war in den verschiedenen Jahren sehr unterschiedlich: während 1995 im Juli 25 *C. acus* in 45 *S. regalis* gefunden wurden; waren es 1998 zur selben Jahreszeit nur 12 Fische in 329 *S. regalis*; 1996, 1997 und 1999 fischten wir keinen einzigen *C. acus*. Der Besatz von *S. regalis* mit *C. acus* war 1995 mit 55% viel höher als in allen anderen Jahren, obwohl alle Fänge zur gleichen Jahres- und Tageszeit im selben Gebiet stattfanden und auch die angewandten Fangmethoden, sowie Boot, Netz und Mannschaft immer die gleichen waren. Die beiden einzigen *C. acus* aus 85 *H. tubulosa* wurden 1998 in weniger als 10 m Meerestiefe über Felsgrund bei Banyuls-sur-mer gefunden.

Die *Stichopus*-Exemplare waren aus 70 - 110 m Tiefe geholt worden, weshalb alle enthaltenen Fische deutliche Dekompressionsschäden zeigten, die 3 - 4 Stunden nachdem sie auf Meereshöhe gebracht worden waren in Form von Gasbläschen auftraten. Im Bereich von Kopf und Magen bildeten sich Gasansammlungen, die manchmal zusätzlich über den ganzen Schwanz verteilt vorkamen. Weil der Auftrieb der Fische durch diese im Körper eingelagerten Gase erheblich erhöht wurde, war es ihnen

unmöglich im Aquarium zu den Seewalzen am Grund abzutauchen. Zudem wirkten die Fische extrem geschwächt. Nur in der Seewalze erholten sie sich; alle *C. acus*, die es nicht schafften sich in eine Seewalze zurückzuziehen, erlagen innerhalb weniger Tage ihren Verletzungen. Andere Exemplare mit ähnlich schwerwiegenden Dekompressionsschäden erholten sich in der Seewalze binnen maximal 3 Tagen und konnten danach auch bei normalem Wasserstand wieder zum After abtauchen um in die Seewalze einzudringen.

Wahlversuche: Da die meisten Individuen von *C. acus* in *S. regalis* gefunden worden waren, sollte überprüft werden ob *S. regalis* auch bei einer Wahlmöglichkeit bevorzugt wird. Alle Wahlversuche verliefen überraschend gleichförmig. *C. acus* zeigte immer ein ausgesprochenes Interesse an *H. tubulosa*, was am schnelleren und weiter ausholenden Schlängeln seines Schwanzes zu erkennen war. Stieß der Fisch zufällig zuerst auf *S. regalis*, machte er keinerlei Anstalten in sie einzudringen, sondern suchte das Aquarium weiter ab. Traf er zuerst auf *H. tubulosa*, ging er meist sofort in "Lauerstellung". Diese Stellung ist dadurch gekennzeichnet, daß Kopf und Rumpf regungslos bleiben während der Schwanz eine schnelle Schlängelbewegung durchführt. Der Körper nimmt dabei vor dem After der Seewalze eine horizontale Lage ein. Aus dieser Lauerstellung heraus versucht *C. acus* in den After der Seewalze zu gelangen sobald diese Atemwasser ausstößt. In insgesamt 11 Wahlversuchen mit 3 Fischen drangen alle ohne Ausnahme in *H. tubulosa* ein: Fisch Nr. 30 siebenmal, Nr. B und Nr. 31 je zweimal. In den Versuchen mit den Fischen Nr. B und Nr. 31 wurde jeweils einmal beobachtet, wie sie in eine schon besetzte *H. tubulosa* eindrangen, obwohl jedesmal ein unbewohnter *S. regalis* als Alternative zur Verfügung stand. Auch in anderen Versuchen hielten sich wiederholt 2 - 3 *C. acus* in einer *H. tubulosa* oder im selben *S. regalis* auf. Die Wahlversuche zeigten deutlich, daß *C. acus H. tubulosa* gegenüber *S. regalis* bevorzugt.

Einstiegsvarianten: *C. acus* kann auf 2 verschiedene Weisen in die Seewalze eindringen - Kopf oder Schwanz voraus. Kopf voraus Eindringen (Abb. 1): *C. acus* legt sich in Lauerstellung vor den After der Seewalze. Sobald sie ihren Atemwasserstrom durch den After ausstößt, beschleunigt der Fisch blitzschnell die Schlängelbewegungen seines Schwanzes und ist innerhalb von 40-80 ms vollständig in der Seewalze verschwunden. Dieser Vorgang ist manchmal so schnell, daß die Einzelbildanalyse keinen genauen Aufschlufl ermöglicht: bei *S. regalis*: oft schneller als 80 ms, manchmal aber auch 4, 10, 13, 50 und 65 s; bei *H. tubulosa* meist zu schnell um mit Aufnahmen von 25 Bildern/ s festgehalten werden zu können, oft 40-80 ms, nur ausnahmsweise mehrere Sekunden. Schwanz voraus Eindringen (Abb. 2a-c): Wenn *C. acus* rückwärts in die Seewalze einzudringen versucht, nimmt er zuerst dieselbe Lauerstellung ein wie beim Vorwärtseindringen. Jetzt ist aber zu beobachten, daß die Schwanzspitze sich immer wieder an der rechten oder linken Seite einzurollen und eine Schleife zu bilden beginnt. Spürt der Fisch den Wasserstrom der Seewalze, führt er den Schwanz an seiner Körperseite und am Kopf vorbei, den Körper gleichsam als Gleitschiene verwendend. Der Kopf dient dabei als Einfädelhilfe für den Schwanz, so daß dieser in den geöffneten Anus eingeführt werden kann. Die Fische bewegten hierbei den Schwanz in fast allen Fällen an ihrer linken Körperseite vorbei. Steckt der Fisch bereits mit der

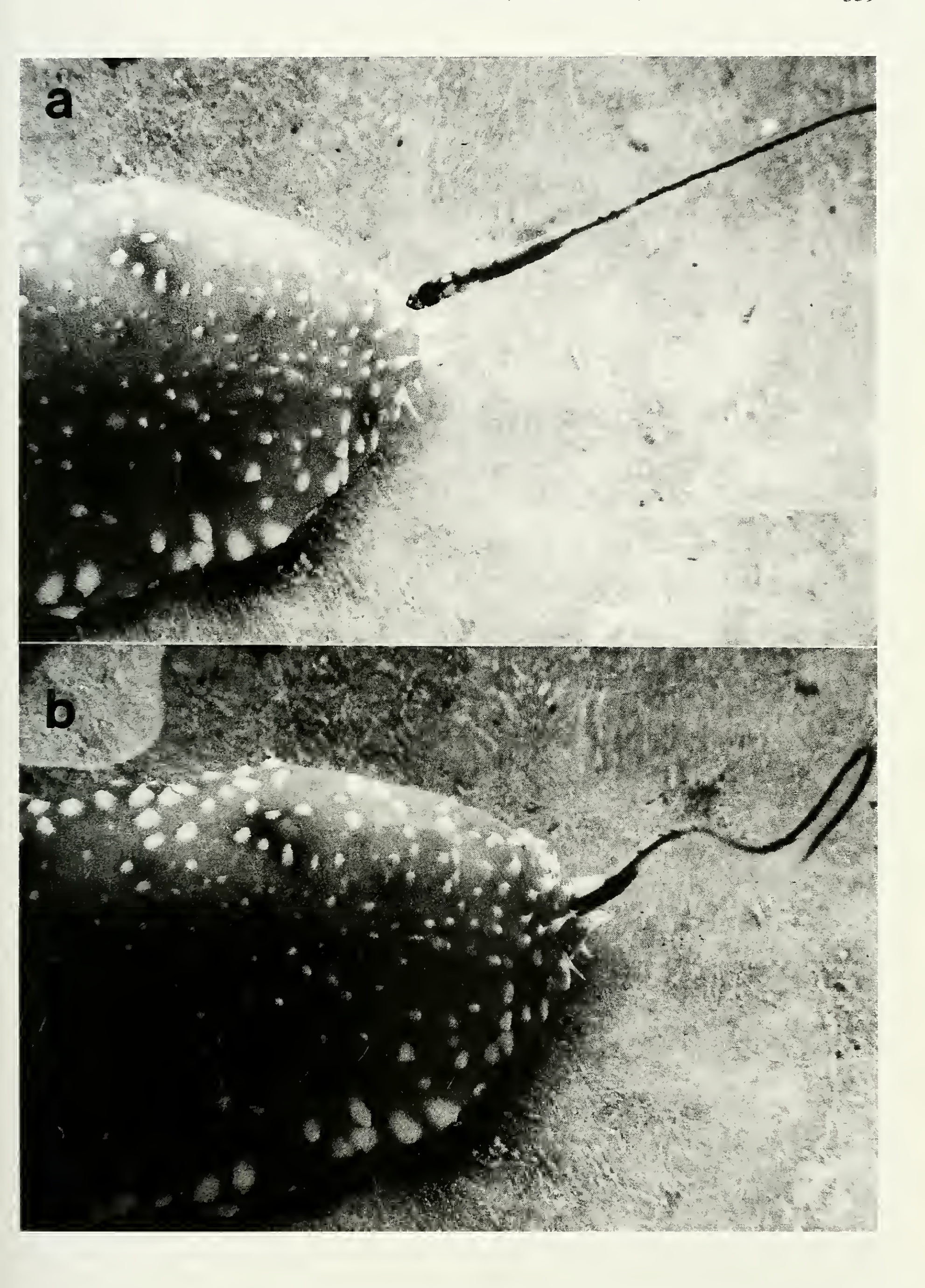


ABB. 1. *Carapus acus* (Länge 115 mm): Vorwärtseindringen in *S. regalis*; a) Lauerstellung mit Maul am After der Seewalze; b) Kopf in Seewalze, kräftiger Schwanzschlag. (Fotos: T. Moritz)

Schwanzspitze im After der Seewalze, so biegt er seinen Körper nach einer Seite hoch, wodurch ihm anscheinend ein besserer Halt ermöglicht wird. Im Innern der Seewalze verkeilt er sich. Je nach Seewalzenart und Fischgröße dauerte es 12 - 472 s bis *C. acus* ganz in der Seewalze verschwunden war: bei *S. regalis*: 15, 34, 58, 102, 139 und 195 s; bei *H. tubulosa*: 12, 13, 32, 93, 110 und 472 s. Der Rückwärtseintritt währte mehr als doppelt so lang wie der Vorwärtseintritt. Unterbrechungen im Ablauf des Eindringens fanden an unterschiedlichen Stellen statt. Daß der Fisch dabei durch seine leicht abstehenden Brustflossen und Kiemendeckel behindert wird, war nicht zu erkennen. Nachdem *C. acus* ganz in der Seewalze verschwunden war, wurde wiederholt beobachtet wie er seinen Kopf durch den After der Seewalze teilweise herausstreckte und atmete (Abb. 2d). In manchen Fällen besaßen *S. regalis*-Exemplare, in welche Fische eindrangen, keine weiteren inneren Organe mehr außer Darmresten. Gonade und Wasserlunge waren bereits früher ausgeworfen worden. In diesen Fällen ist anzunehmen, daß der Fisch über dieselbe Öffnung der Enddarmerweiterung in die Leibeshöhle vordrang über die er in die Wasserlunge gelangen könnte. Problematisch wird die Erklärung allerdings für Fische, die in der Leibeshöhle von Seewalzen gefunden wurden, welche noch über ihre Wasserlunge verfügten. Es wird vermutet, daß sich der Fisch in der engen Wasserlunge umdreht und dabei das dünnhäutige Lungengewebe durchstößt.

Drei *S. regalis* wurden beobachtet wie sie auf das Eindringen des Fisches umgehend mit heftigem Schlängeln reagierten. Ihre Auf- und Abbewegungen dauerten bis zu 8 min und wurden auch durch Umsetzen in ein anderes Aquarium nicht unterbrochen; der *C. acus* im Innern verließ seine Behausung jedoch nicht. *H. tubulosa* versuchte durch Kontraktion ihres Afterschließmuskels und ihrer Hautmuskulatur im hinteren Körperabschnitt den Fisch am Eindringen zu hindern. Ihr Körper erschien dadurch im posterioren Bereich wesentlich dünner. Wie die lange Einstiegsdauer vermuten läßt, wurde dadurch das Vorhaben von *C. acus* zwar erschwert, doch nicht verhindert. In 2 Fällen kotete *H. tubulosa*, wodurch es ihr gelang den bereits teilweise eingedrungenen *C. acus* wieder herauszudrücken. Beide Male startete der Fisch sogleich einen weiteren Versuch, der jeweils schnell zum Erfolg führte. Häufigkeit und Verteilung der vor- und rückwärtigen Eintritte von *C. acus* hängen sowohl von der Größe des Fisches als auch von der Seewalzen-Species ab. Bei Fisch Nr. 30 (115 mm) halten sich die rück- und vorwärtigen Eintritte in *S. regalis* mit 9:7 etwa die Waage; bei *H. tubulosa* wurde dagegen der Rückwärtseinstieg mit 20:5 bevorzugt. Zwei weitere Fische entschieden sich mit 11:2 bzw. 7:0 ebenfalls für den Rückwärtseintritt. Der Wechsel zwischen den beiden Eintrittsvarianten erfolgte bei diesen Fischen mittlerer Körperlänge unregelmäßig. Größere Fische drangen dagegen immer mit dem Schwanz voran ein, egal ob sie *S. regalis* oder *H. tubulosa* vor sich hatten. Haut- und Schließmuskulatur sind bei *H. tubulosa* stärker entwickelt und kräftiger als bei *S. regalis*, bei dem sich der After auch in kontrahiertem Zustand leicht öffnen läßt. Der Fisch kann also auch mit seinem dicken Vorderende voraus eindringen. Anders ist die Situation bei *H. tubulosa*. Mit ihrer kräftigen Muskulatur verschließt sie den Anus so fest, daß es selbst mit einer dünnen Sonde nahezu unmöglich ist ihn zu öffnen. Hier steckt *C. acus*

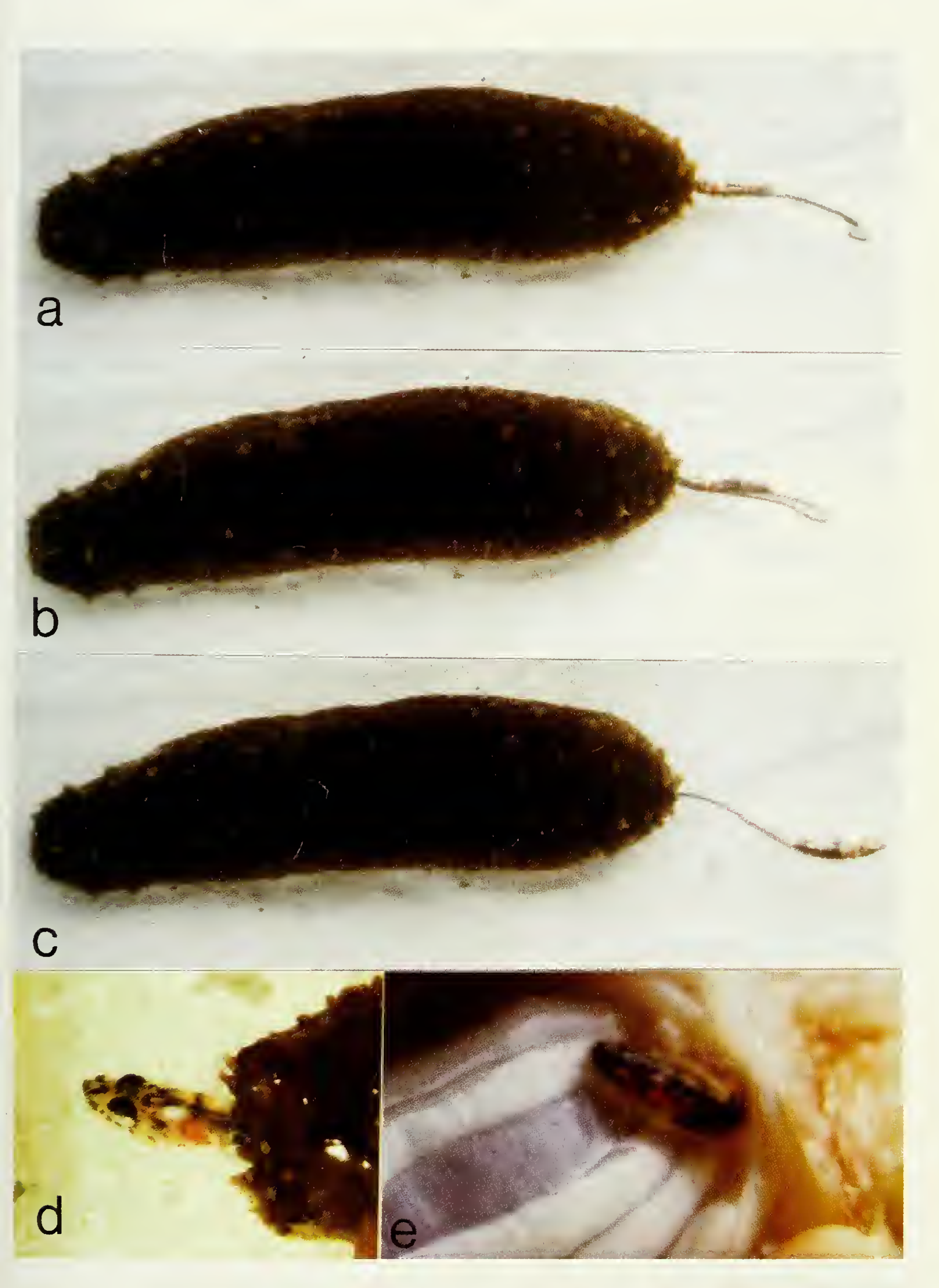


ABB. 2. *Carapus acus* (dasselbe Exemplar wie in Abb. 1): (a-c) Rückwärtseindringen in *H. tubulosa*; a) Einrollen der Schwanzspitze; b) Schwanz wird links am Körper vorbeigeführt; c) Fisch hat sich umgedreht, Schwanzspitze im After der Seewalze; d) Kopf von oben, in *S. regalis*; e) beim Freipräparieren in *S. regalis*. (Fotos: T. Moritz)

zuerst seinen spitz auslaufenden Schwanz als dünneres Körperende in den Anus. Ist der Schwanz erst einmal in der Seewalze, kann den Fisch fast nichts mehr davon abhalten ganz einzudringen. Handelt es sich bei dem Fisch um ein größeres Exemplar, verwendet er die Variante “Schwanz voraus” auch bei *S. regalis*, da sein Kopf für einen frontalen Vorstoß zu dick ist.

Mageninhalt: In histologischen Schnittpräparaten von 2 nach Bouin fixierten Mägen sind deutlich Komplexaugen von Kleinkrebsen zu erkennen. Dagegen konnten histologisch keine Hinweise darauf gefunden werden, daß *C. acus* auch Gewebe der Seewalzen fressen würde. Weder Gonaden noch Muskulatur oder sonstige zelluläre Strukturen von *S. regalis* befanden sich in den Fischmägen. In den Mägen von 2 in Formalin fixierten Fischen aus *S. regalis*, wurden 4 Kleinkrebse angetroffen bei denen es sich vermutlich um die Garnele *Pandalina* sp. (Decapoda) handelt (Fischer *et al.*, 1987). Insgesamt wurden in den Mägen von 4 der 17 untersuchten Männchen und Weibchen von *C. acus* (154 - 195 mm Gesamtlänge) Krebse oder deren Augen gefunden. Knapp 1/4 der Fische hatte also kurz vor seinem Fang Krebse gefressen.

DISKUSSION

VERBREITUNG: Die meisten Species der Gattung *Carapus* leben in tropischen oder subtropischen, überwiegend seichten Gewässern (Williams, 1984; Markle & Olney, 1990). *Carapus acus* ist auf das Mittelmeer und die angrenzende südliche Atlantikküste beschränkt. Arnold (1953, 1956) fand *C. acus* bei Neapel hauptsächlich in *H. tubulosa* aus 10 - 20 m Meerestiefe. Von 1350 bei Neapel in 10 - 25 m Tiefe gesammelten *H. tubulosa*-Exemplaren enthielten nur 19 (1,4%) einen *C. acus* (Gustato, 1976). Der Befall von nur 2 *H. tubulosa* bei Banyuls-sur-mer hatte den Anschein von Zufälligkeit, denn 38 von 40 *C. acus* fanden wir in *S. regalis* aus 70 - 110 m Tiefe. Die im Juli - August 1998 gefangenen *C. acus* waren überwiegend Jungfische (Gesamtlänge durchschnittlich 129 mm), von denen sich aber keiner mehr in einem Larvenstadium befand. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei den 1995 zur selben Jahreszeit gefangenen Fischen hauptsächlich um große adulte Exemplare (Gesamtlänge durchschnittlich 173 mm), wobei der Befall 55% betrug. Im Meer haben wir zwar die meisten (38) *C. acus* in (450) *S. regalis* und nur 2 in (85) *H. tubulosa* gefunden, doch als wir die Fische im Labor vor die Wahl zwischen *S. regalis* und *H. tubulosa* stellten, entschied sich *C. acus* immer für *H. tubulosa*. Die Bevorzugung von *H. tubulosa* im Aquarium war überraschend, da deren Tiefenverbreitung im Untersuchungsgebiet von Banyuls-sur-mer großteils nicht mit der des Fisches übereinstimmt. Bei den zwei in geringer Tiefe in *H. tubulosa* gefangenen *C. acus* handelte es sich vermutlich um verirrte Individuen, obgleich *C. acus* in anderen Regionen vor allem in *H. tubulosa* aus geringer Tiefe gefischt wurde (Emery, 1880). Der Vergleich der Literaturangaben zur Tiefenverbreitung von *C. acus* zeigt hingegen, daß sich das Vorkommen des Fisches mit dem beider Seewalzen-Species in anderen Gebieten überschneidet (Abb. 3). Folgende Hypothese könnte die experimentelle Bevorzugung von *H. tubulosa* erklären. Geht man davon aus, daß sich der Fisch von Kleinkrebsen ernährt, wäre es gleichgültig welche Species er als “Wohnhöhle” aussucht. Wichtig wäre dagegen, welches Substrat die See-

walze bevorzugt, da auch die Beutekrebse untergrundspecifische Vorlieben haben. Die als Nahrung nachgewiesene *Pandalina* sp. lebt überwiegend auf Felsgrund. Auch *H. tubulosa* wurde meistens in Felsnähe gefunden. Als Substratfresser ist diese Seewalze zwar auf Sandgrund angewiesen, lebt jedoch vor Banyuls-sur-mer hauptsächlich an Orten, an denen die schützende Felsformation der Küste in sandigen Untergrund übergeht. Vor Banyuls-sur-mer ist dies in 5 - 20 m Tiefe der Fall. *S. regalis* kommt hingegen vorwiegend auf Sandgrund vor. So ließe sich erklären, warum *C. acus H. tubulosa* gegenüber *S. regalis* bevorzugt. In der nur bis ca. 25 m tiefen Bucht von Port de la Selva mit Sandgrund und *Posidonia*-Wiesen sind *H. tubulosa* und besonders *H. polii* zwar häufig, doch fehlen hier *C. acus* und *S. regalis*.

VERHALTEN: Aus einer Seewalze herauspräparierte und im Aquarium frei schwimmende *C. acus* zeigten zwei völlig unterschiedliche Schwimmweisen. Die einen schwammen an der Wasseroberfläche mit weit ausholenden schlängelnden Bewegungen und streckten dabei ihren Kopf immer wieder aus dem Wasser. Die anderen tauchten sofort Kopf voran zum Aquarienboden, wobei ihre schräge Schwimmlage beibehalten wurde bis sie auf eine Seewalze stießen. Arnold (1953) beschreibt ebenfalls diese beiden Schwimmweisen, deutet sie jedoch als Kennzeichen verschiedener Entwicklungsstadien. Nach Arnold (1953) schwimmen Tenuis-Larven mit weitausholenden Bewegungen während junge und adulte Fische nur leicht mit dem Schwanz schlängeln. Unsere Beobachtungen konnten diese Aussage nicht bestätigen. Vielmehr hatte es den Anschein, daß die Schwimmweise mit dem Allgemeinbefinden des Fisches zusammenhängt. Hatte er Dekompressionsschäden oder war der Sauerstoffgehalt im Aquarium zu niedrig, so schnappte er wiederholt an der Oberfläche nach Luft und schwamm mit hektischen Bewegungen. Das gleiche Verhalten zeigte er auch in Bedrängnis. Dagegen schwamm er bei gutem Allgemeinzustand in Schräglage mit dem Maul am Boden. Die beiden Schwimmweisen sind somit nicht abhängig vom Entwicklungsstadium sondern Ausdruck des Befindens. Wenn der Fisch vor dem After der Seewalze seine Lauerstellung einnimmt, sind die Bewegungen der Brustflossen deutlich zu erkennen. Diese Flossen schlagen abwechselnd und dienen sowohl der Balance als in geringem Maße auch der Lokomotion. Der Vortrieb erfolgt hauptsächlich über den Schwanz, wie beim Vorwärtseindringen zu sehen ist. Hierbei beschleunigt der Fisch in kürzester Zeit bis auf Höchstgeschwindigkeit durch kräftiges, weitausholendes Schwanzschlagen.

Carapus acus findet die Seewalzen vermutlich zufällig; ein besonderes Suchschema war nicht zu erkennen. Nach Arnold (1958) und Trott (1981) geschehe die Lokalisierung von weiter entfernten Zielen chemisch, während auf kurze Distanz die visuelle Orientierung eine Rolle spiele. Van Meter & Ache (1974) vermuten, daß nur die Lokalisierung des Afters über die Augen erfolgt. Unsere Fische schwammen im Aquarium umher bis sie auf eine Seewalze trafen. Ob und wie weit hierbei chemische, taktile oder visuelle Reize eine Rolle spielen, kann nicht entschieden werden. Die deutliche Reaktion auf das ausgestoßene Atemwasser ist wahrscheinlich taktil und chemisch bedingt. Eine visuelle Wahrnehmung ist nicht anzunehmen, da fast alle Versuchsfische aus 70 - 110 m Tiefe stammen und ihre Augen weitgehend rückgebildet sind. Die Beobachtung, daß vor allem kleinere Fische vorwärts in die Seewalze

eindringen, bestätigt Trott's (1981) Aussage, daß diese Weise die schnellste Möglichkeit des Eindringens darstellt. Die Entscheidung, ob ein Fisch vorwärts oder rückwärts eindringt, wird durch die morphologischen Gegebenheiten der Seewalzen-Species und die Fischgröße bestimmt, denn auch große Fische können vorwärts und kleine rückwärts eindringen. Zweimal wurden am Morgen Fische freischwimmend im Aquarium angetroffen, die sich am Vorabend noch in einer Seewalze befunden hatten. Ferner entwischten einige Exemplare in der Nacht durch die unzureichend gesicherten überläufe. Dies zeigt, daß *C. acus* die Seewalze nachts verläßt, vermutlich um auf Beutefang zu gehen. Einmal wurde beobachtet, wie ein *C. acus* seine *H. tubulosa* verließ nachdem er etwa eine halbe Stunde in ihr verweilt hatte. Der Fisch schwamm einige Runden im Aquarium und verschwand dann wieder in derselben Seewalze. Das selbständige Verlassen der Seewalze, ohne von ihr ausgeworfen zu werden, ist also möglich. Daß sich *C. acus* nicht dauernd in der Seewalze aufhält, zeigen auch die im Meer freischwimmenden Exemplare (Smith, 1964).

Ernährung: Die anatomischen und histologischen Untersuchungen bewiesen, daß *C. acus* Krebse frißt. Fraglich blieb hierbei, ob diese sein ganzes Nahrungsspektrum ausmachen. Es gibt jedoch keinen Hinweis, daß *C. acus* seinen Wirt anfrißt. In keinem der untersuchten Mägen wurden Reste von *S. regalis* gefunden. Diese Befunde sprechen für die Annahme, daß *C. acus* kein Nahrungsparasit ist. Während der Verhaltensexperimente hatte *C. acus* nur Seewalzen zur Verfügung von denen er sich laut Arnold (1953) parasitisch ernährt. Eine andere potentielle Nahrung wurde in unseren Wahlexperimenten nicht angeboten. Auf separate Fütterungsversuche mit *Artemia* sp. oder lebenden Larven von *Mysis* sp. reagierte *C. acus* nicht. Wurden die Futtertiere ins Aquarium gebracht, so schwamm der Fisch sofort in die dunkelste Ecke ohne sich um die Krebse zu kümmern. *Paudalina* sp., die wir in den Mägen von *C. acus* gefunden hatten, war für uns als Futtertier nicht zugänglich. Gab man die Wasserlunge von *S. regalis* oder *H. tubulosa* ins Aquarium, war wiederholt zu beobachten, daß sich der Fisch neben oder unter der Lunge zusammenringelte. Kurzzeitig hatten wir deshalb die Coelomocyten der Seewalzen, die auch der Verdauung und Nährstoffspeicherung dienen, in Verdacht von *C. acus* aufgenommen zu werden. In diesem Fall müßten sich die Fische trinkend ernähren, indem sie die Coelomflüssigkeit der Seewalze schlucken um die in den Coelomocyten gespeicherten Stoffe zu verwerten. Zum einen besitzt *C. acus* keine Strukturen die einen filtrierenden Nahrungserwerb ermöglichen, zum anderen müflten gewaltige Mengen von Coelomocyten geschluckt werden um den Energiebedarf zu decken.

Um die Frage eines "Zubrotes" neben Futterkrebsen zu klären, wurde zum Vergleich die freilebende Carapinae-Art *Echiodon drummondi* Thompson, 1837 untersucht (Trott, 1981). Diese lebt in größeren Tiefen (bis ca. 300 m) vor den Küsten Britanniens, des südlichen Norwegens, des westlichen Dänemarks und in der Biskaya (Trott & Olney, 1986); sie ernährt sich von kleinen Invertebraten und Fischen. Achtzehn Exemplare von *E. drummondi*, die der Zweit-Autor 1985 vor Arcachon in der Biskaya in 200-300 m Meerestiefe gefangen und in Formalin fixiert hatte, wurden auf ihren Mageninhalt geprüft. In einem wurde ein vermutlich parasitischer Nematode gefunden, 6 andere enthielten Krebse. Wegen der fortgeschrittenen Verdauung waren 3

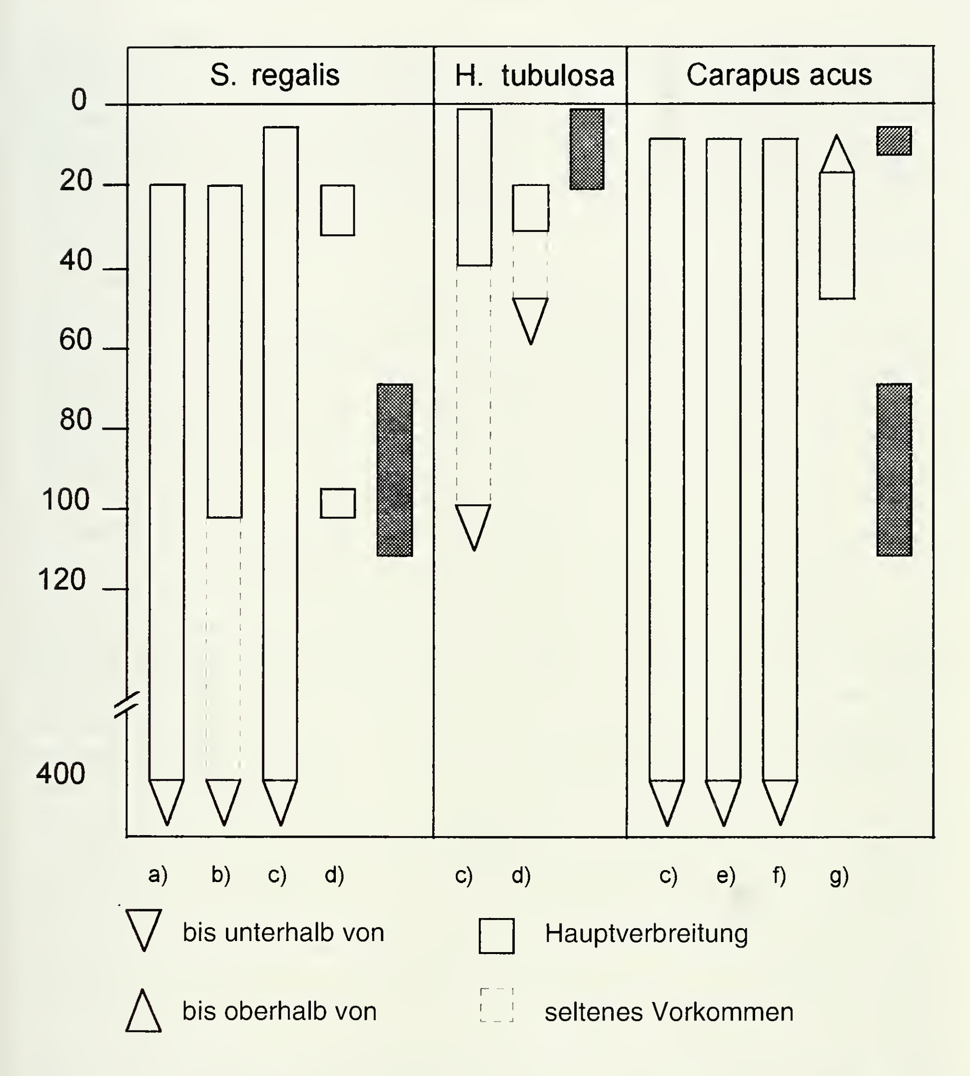


ABB. 3. Vertikale Verbreitung von *S. regalis*, *H. tubulosa* und *Carapus acus*: Vergleich der eigenen Befunde (schwarz) mit Literaturangaben (weiß) von: a) Nadal i Fortia (1981, 1994), b) Fiedler & Lieder (1994), c) Riedl (1983), d) Mayer (1937), e) Bauchot & Pras (1980), f) Fiedler (1991), g) Markle & Olney (1990). Ordinate: Tiefe in m.

Krebse nicht zu identifizieren, bei den 3 anderen handelte es sich um Isopoda. Insgesamt hatte also 1/3 der untersuchten Fische Crustaceen im Magen. Bei *C. acus* betrug der Anteil der Exemplare mit Krebsen im Magen etwa 1/4. Der Vergleich der beiden Werte legt die Vermutung nahe, daß auch *C. acus* kein Nahrungsparasit ist, sondern ein nachtaktiver Jäger. Es ist anzunehmen, daß die tagsüber gefischten *C. acus* ihr nächtliches Mahl bereits verdaut hatten. Demgegenüber müßten bei parasitischer

Ernährung, die keinem tageszeitlichen Faktor unterliegt, ständig Gonaden oder andere Gewebe von Seewalzen in den Fischmägen gefunden werden. Dies war in unserer Untersuchung jedoch nicht der Fall. Arnold (1953), der die parasitische Ernährung für *C. acus* postuliert, führt keinen Beweis für seine Spekulation an. Außerdem beobachtete Gustato (1976), daß von 17 *C. acus*, die er aus *H. tubulosa* entnahm, sich nur 2 in der Leibeshöhle befanden. Wie sollten die restlichen 15 Fische in der Wasserlunge von der Gonade fressen?

Um die Hypothese zu untermauern, wonach sich *C. acus* rein räuberisch ernährt, ist ein Vergleich mit den anderen Species der Gattung *Carapus* hilfreich. Für viele von ihnen wird ebenfalls eine räuberische Lebensweise angenommen. Krebse wurden gefunden im Magen von *C. bermudensis* (Smith *et al.*, 1981), *C. dubius* (Trott, 1970), *C. homei* (Smith, 1964) und *C. mourlani* (Trott, 1970). Auch *C. birpex* (Trott & Olney, 1986) und *C. parvipinnis* (Fiedler, 1991) werden nicht Parasiten genannt, sondern wie die vier vorher aufgelisteten Species als Kommensalen, Einmieter, Inquilinisten, Kannibalen oder Symbionten bezeichnet (Strasburg, 1961, Smith & Tyler, 1969; Seymour & Mc Cosker, 1970; Dawson, 1971, van Meter & Ache, 1974; Markle & Olney, 1980; Fiedler, 1981; Trott, 1981; Trott & Olney, 1986).

All diese Befunde stützen die Hypothese, wonach auch *C. acus* als Kommensale lebt. Als bessere ökologische Begriffe für die Lebensweise von *C. acus* können Endophoresie (Baer, 1951) und Entökie (Hohorst, 1981; Hentschel & Wagner, 1984) herangezogen werden. Am treffendsten erscheint uns die Bezeichnung Inquilinismus (Emery, 1880; Bertin & Arambourg, 1958; Trott, 1970; Trott & Olney, 1986), da sich der Fisch selbständig ernährt. Völlig fehl am Platz ist hingegen der Begriff Symbiose (van Meter & Ache, 1974; Gustato, 1976), da aus unserer Sicht die als Herberge dienende Seewalze keinerlei Vorteil von ihrem Mieter hat, der anscheinend allein profitiert. Aufgrund Arnold's (1953) unbewiesener Vermutung ist *C. acus* bisher zu Unrecht als Nahrungsparasit bezeichnet worden. Diese Behauptung wurde von der umfangreichen Sekundärliteratur übernommen (Bauchot & Pras, 1980; Riedl, 1983; Terofal, 1986; Fiedler, 1991; Fiedler & Lieder, 1994 u.a.), was zur heutigen allgemeinen Verbreitung dieser Ansicht führte. Es gibt jedoch bisher keinen einzigen Beweis dafür, daß *C. acus* von der Seewalze frißt und sich somit parasitisch ernährt. Die Seewalze dient ihm vielmehr nur als schützende Zuflucht zwischen seinen nächtlichen Beutezügen. *Carapus acus* muß dementsprechend als Inquilinist bezeichnet werden, wie dies Emery (1880) bereits völlig richtig getan hat - er nennt den Fisch "inquilino"!

SUMMARY

450 *Stichopus regalis* (Cuvier), caught with a trawl-net at a depth of 70 - 110 m off Banyuls-sur-mer (France), contained 38 pearlfish, *Carapus acus* (Brünnich). Two pearlfish were found in 85 *Holothuria tubulosa* Gmelin caught at Banyuls-sur-mer in less than 10 m of seawater. In contrast, 63 *H. tubulosa* and 142 *H. polii* Della Chiaje, collected by diving in the bay of Port de la Selva (ca. 10 miles south of Banyuls), did not contain any *C. acus*. Pearlfish collected from 1995 to 1998 were preserved to study

their stomach contents. Twelve individuals sampled in the summer of 1998 were kept in aquaria to analyse their behaviour by means of computer analysis of video records. Due to severe damage caused by insufficient decompression only a few individuals survived longer than one week after being placed in an aquarium. Since most *C. acus* were collected from *S. regalis*, the host preference of the fish was tested in an aquarium. *S. regalis* and *H. tubulosa* were provided as potential hosts. The results were surprising: in 11 experiments the 3 fish examined entered only *H. tubulosa* if they could choose between both species.

The entry of the pearlfish through the anus of the host holothurian may be head first or tail first. The pearlfish, in a head-down position, lies in wait in front of a sea cucumber. As the sea cucumber discharges its respiratory water the fish rapidly flicks its tail and enters the host. In the case of *H. tubulosa* the pearlfish enters head first within 40 - 80 ms; in *S. regalis* it takes up to 4 - 60 s. Tail first entry of *C. acus* takes 12 - 120 s. To enter the host, the pearlfish bends up its tail towards the head and its whole body forms a loop. When the waiting pearlfish perceives the water discharged by a holothurian, it moves its tail foreward along the side of its body and head. By this, the head helps the tip of the tail to target the anus of the host. Three *S. regalis* responded to intruding pearlfish with intense up and down movements; *H. tubulosa* contracted the sphincter of its anus and the spherical muscles of its body wall in the posterior region, whereby they became thin. However, neither defence method prevented *C. acus* from entering its host. In *C. acus* the frequency of head first and tail first entries depended on the size of the pearlfish and on the species of the host holothurian. A 145 mm long pearlfish entered *S. regalis* 9 times tail first and 7 times head first. However, the same fish entered *H. tubulosa* 20 times tail first and only 5 times head first.

The presence of *C. acus* in *S. regalis* sampled was extremely variable. In 1995 as many as 25 *C. acus* were collected from 45 *S. regalis* specimens. However, since 1996 only 13 *C. acus* were found in 405 *S. regalis*, although the locality, depth, season, day time, boat, trawl-net, sampling method and techniques, and even the crew were the same. The *C. acus* specimens sampled in 1995 were large (Ø 173 mm) and adult, whereas the pearlfish caught in 1998 were much smaller (Ø 129 mm) and mostly juvenile.

Pearlfish removed from the host holothurian demonstrated two completely different styles of swimming. Either they swam at the water surface with wriggling movements, repeatedly raising their head out of the water, or they immediately dived to the ground of the tank, maintaining a 30 - 40 degree tilted head-down position until they found a host holothurian. The latter style of swimming is only exhibited by healthy individuals. Swimming at the surface indicates either damage caused by insufficient decompression or a poor physical condition of the pearlfish.

In the aquarium it was found that pearlfish occasionally leave their host holothurians, especially at night, when they presumably feed. The stomachs of 4 out of 17 individuals contained small shrimps, probably *Pandalina* sp. In comparison, isopods and other small crustaceans were found in the stomachs of 6 out of 18 specimens of the closely related, but free-living, *Echiodon drummondi* Thompson. The statement by Arnold (1953) that *C. acus* is a parasite which feeds on the organs (gonads etc.) of its

sea cucumber host could not be confirmed. This statement is completely speculative and not based on any research results. The stomachs of *C. acus* examined did not contain any holothurian tissue. All other species of the genus *Carapus* feed on small invertebrates and fish, and none feed parasitic. Our results give reason to agree with Emery (1880), who stated that *C. acus* is an inquiline ("inquilino"), to whom the host holothurian serves as a shelter only.

DANKSAGUNG

Wir danken all denen, die geholfen haben, daß diese Arbeit zustande kam. Unser besonderer Dank gebührt der Direktion des Laboratoire Arago in Banyuls-sur-mer (Frankreich), die uns ermöglichte, auf diesem Gebiet zu arbeiten. Die Mitarbeiter der Station waren immer hilfsbereit. Weder schlechtes Wetter noch stürmische See konnten die Mannschaft des Forschungsschiffes Nereis davon abhalten mit uns auszufahren, um Seewalzen zu fischen. Besonders zu erwähnen ist unser Kollege Timo Moritz, der große Geduld bewies beim photographischen Festhalten des Eindringens von *C. acus* in Seewalzen.

LITERATUR

ARNOLD, D. C. 1953. Observations on *Carapus acus*, (Brunnich) (Jugulares, Carapidae). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 24: 152-166.

ARNOLD, D. C. 1956. A systematic revision of the fishes of the Teleost family Carapidae (Percomorphi, Blennioidea), with descriptions of two new species. *The Bulletin of the British Museum (Natural History)* 4: 247-307.

ARNOLD, D. C. 1958. Further studies on the behaviour of the fish *Carapus acus* (Brünnich). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 30: 263-268.

BAER, J. G. 1951. Ecology of animal parasites (pp. 1-7). *The University of Illinois Press, Urbana*, 224 pp.

BAUCHOT, M. L. & PRAS, A. 1980. Guide des poissons marins d'Europe, pp.196-197. *Delachaux & Niestlé, Lausanne*, 427 pp.

BERTIN, L. & ARAMBOURG, C. 1958. Famille des Fierasferidae (pp. 2424-2426). *In*: Grassé, P.-P. (ed.). Traité de Zoologie, Tome XIII. *Masson et Cie, Editeurs, Libraires de l'Académie de Médecine, Paris*, 2758 pp.

DAWSON, C. E. 1971. Records of the pearlfish, *Carapus bermudensis*, in the northern gulf of Mexico and of a new host species. *Copeia* 1971: 730-731.

EMERY, C. 1880. Le specie del genere *Fierasfer* nel golfo di Napoli e regioni limitrofe. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte* 2: 1-76.

FIEDLER, K. 1991. Fische (pp. 188 + 316). *In*: Kaestner, A. Lehrbuch der Speziellen Zoologie Bd. II: Wirbeltiere. *G. Fischer, Jena*, 498 pp.

FIEDLER, K. & LIEDER, J. 1994. Mikroskopische Anatomie der Wirbellosen. *G. Fischer, Stuttgart*, 238 pp.

FISCHER, W., SCHNEIDER, M. & BAUCHOT, M. L. 1987. Mediterranée et Mer Noire. Vol.1 Vegetaux et invertébrés (p. 245). *CEE et FAO, Rome*, 760 pp.

GUSTATO, G. 1976. Osservazioni sulla biologia e sul comportamento di *Carapus acus* (Ophidioidea, Percomorphi). *Bolletino della Societa dei Naturalisti in Napoli* 85: 505-535.

HENTSCHEL E. & WAGNER, G. 1984. Zoologisches Wörterbuch. 2. A. (pp. 334-335). *G. Fischer, Stuttgart*, 672 pp.

HOHORST, W. 1981. Parasitologie (p. 766). *In*: Starck, D., Fiedler, K., Harth, P. & Richter, J. (eds.), Biologie. *Verlag Chemie, Weinheim*, 1118 pp.

KAESTNER, A. 1963. Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Teil 1: Wirbellose (pp. 1212-1251). *G. Fischer, Stuttgart*, 1423 pp.

MARKLE, D. F. & OLNEY, J. E. 1980. A description of the vexillifer larvae of *Pyramodon ventralis* and *Snyderidia canina* (Pisces, Carapidae) with comments on classification. *Pacific Science* 34: 173-180.

MARKLE, D. F. & OLNEY, J. E. 1990. Systematics of the pearlfishes (Pisces: Carapidae). *Bulletin of Marine Science* 47: 269-410.

MAYER, B. 1937. Die Holothurien der Adria, insbesondere der Küste von Rovigno. *Thalassia* 2: 1-47.

NADAL I FORTIA, J. 1981. Els nostres peixos. *Disputació de Girona*, 255 pp.

NADAL I FORTIA, J. 1994. Catàleg dels peixos de la Mediterrània. *Anphos, Empuriabrava*, 164 pp.

PFEIFFER, W. 1960. Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 43: 578-614.

RIEDL, R. 1983. Fauna und Flora des Mittelmeeres. 3. A. (pp. 588-593 + 712-713). *Parey, Hamburg*, 836 pp.

SEYMOUR, R. S. & MCCOSKER, J. E. 1974. Oxygen consumption of the commensal fish, *Carapus homei*. *Copeia* 1974: 971-972.

SMITH, C. L. 1964. Some pearlfishes from Guam, with notes on their ecology. *Pacific Science* 18: 34-40.

SMITH, C. L. & TYLER, J. C. 1969. Observations on the commensal relationship of the western Atlantic pearlfish, *Carapus bermudensis*, and holothurians. *Copeia* 1969: 206-208.

SMITH, C. L., TYLER, J. C. & FEINBERG, M. N. 1981. Population ecology and biology of the pearlfish (*Carapus bermudensis*) in the lagoon at Bimini, Bahamas. *Bulletin of Marine Science* 3: 876-902.

STRASBURG, D. W. 1961. Larval carapid fishes from Hawaii, with remarks on the ecology of adults. *Copeia* 1961: 478-480.

TEROFAL, F. 1986. Meeresfische in europäischen Gewässern (pp. 70-71). *Mosaik-Verlag, München*, 287 pp.

TROTT, L. B. 1970. Contributions to the biology of carapid fishes (Paracanthopterygii: Gadiformes). *University of California Publications in Zoology* 89: 1-60.

TROTT, L. B. 1981. A general review of the pearlfishes (Pisces, Carapidae). *Bulletin of Marine Science* 31: 623-629.

TROTT, L. B. & OLNEY, J. E. 1986. Carapidae (pp. 1172-1176). *In*: Whitehead, P. J. P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.). Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol. 3. *UNESCO, Paris*, 1473 pp.

VAN METER, V. B. & ACHE, B. W. 1974. Host location by the pearlfish *Carapus bermudensis*. *Marine Biology* 26: 379-383.

WILLIAMS, J. T. 1984. Synopsis and phylogenetic analysis of the pearlfish subfamily Carapinae (Pisces: Carapidae). *Bulletin of Marine Science* 34: 386-397.